

CROISSANCE DES FEUILLES ET STIPULES DU GALIUM PALUSTRE L. SUBSP. ELONGATUM (PRESL) LANGE ET VALEUR PHYLOGÉNIQUE DE CES DONNÉES DE MORPHOGÉNÈSE

B. JEUNE

JEUNE, B. — 18.03.1980. Croissance des feuilles et stipules du *Galium palustre* L. subsp. *elongatum* (Presl) Lange et valeur phylogénique de ces données de morphogénèse, *Adansonia*, ser. 2, 19 (4) : 451-465. Paris. ISSN 0001-804X.

Résumé : La croissance des appendices de ce *Galium* est conforme à ce qui est observé dans d'autres espèces d'Angiospermes : croissance généralisée suivie de la différenciation progressive du sommet vers la base de l'ébauche. La forme est la résultante de l'ensemble des directions des divisions cellulaires. Il n'y a pas, pour cette espèce, de centres générateurs intrafoviaires apparents. Il n'y a pas non plus de différence sensible (morphogénétiquement) entre feuilles et stipules. L'analyse de ces feuilles complète la série des feuilles pennées à développement basipète étudiées précédemment. Une approche nomothétique permet la mise en relation des données morphogénétiques et de la phylogénèse.

ABSTRACT: The growth of leaves and stipules is the same in this *Galium* as in other species of Angiosperms: first, generalized growth then progressive differentiation from apex to base. The shape results from the orientation of the cell divisions. There is neither apparent generative center in the leaves nor any marked morphogenetical difference between leaves and stipules. *Galium* leaves analysis completes the series of previously publications on leaves with pinnate and brochidromous venation. The relation between morphogenetic data and phylogeny is interpreted using a nomothetical approach.

Bernard Jeune, Laboratoire de Morphologie Végétale, Université Pierre et Marie Curie, 7 quai St-Bernard, 75005 Paris.

INTRODUCTION

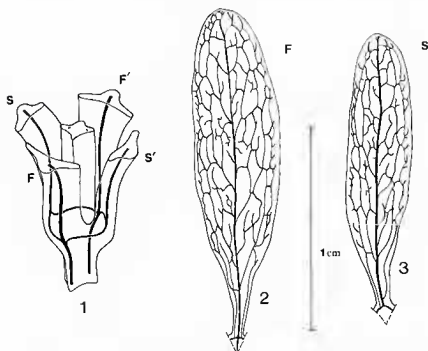
Les plantes étudiées proviennent des bords de l'étang de la Ramée situé à environ 7 km à l'ouest de Villers-Cotterêts (France). Elles sont cultivées au laboratoire dans un paludarium sous une photopériode de 16 h. Il s'agit de *Galium palustre* L. appartenant à la sous-espèce *elongatum* (Presl) Lange, qui se distingue de la sous-espèce *palustre* par des feuilles plus longues, plus larges et des tiges plus hautes et plus robustes.

Les appendices foliacés de la tige sont naturellement placés en verticilles, ici de 4 pièces chacun. Bien que de formes semblables, on sait reconnaître parmi les 4 appendices disposés en chaque nœud 2 feuilles opposées alternant avec 2 stipules également opposées. La distinction repose sur 2 critères :

1) Absence de bourgeon à l'aisselle des stipules. Ce critère était déjà utilisé par DE CANDOLLE (1827) : « Dans certaines feuilles verticillées, telles

que la garance, le gaillet, on remarque que les bourgeons ou les jeunes branches ne naissent pas à l'aisselle de toutes les feuilles mais seulement à l'aisselle de 2 feuilles opposées entre elles. Je présume que ces 2 feuilles munies de bourgeons sont les vraies feuilles, et que les autres doivent être considérées, tantôt comme des stipules foliacées, et je présume que c'est le cas de plusieurs rubiacées étoilées, tantôt comme des lobes de feuilles palmatiséquées, ce qui est peut-être le cas des feuilles séminales des pins ».

2) Dépendance du système vasculaire des stipules vis-à-vis de celui des feuilles (Pl. I, I). Ce critère utilisé conjointement avec le précédent permet à LESTIBOUDOIS (1848) de distinguer ces différents appendices chez les Rubiacées. Il fournit, en outre à COLOMB (1887) sa définition des stipules : « tout appendice inséré sur la tige dont le système vasculaire est exclusivement formé des dérivations empruntées aux faisceaux foliaires, avant que ceux-ci ne soient sortis de l'écorce ».



Pl. I. — 1, vascularisation des appendices foliacés au niveau d'un nœud; les faisceaux conducteurs des 2 feuilles (F et F') se prolongent dans l'entre-nœud sous-jacent; par contre, les faisceaux conducteurs des stipules (S et S') forment 2 arcs horizontaux qui relient cette vascularisation aux faisceaux foliaires; 2, contour (obovale) et vascularisation (irrégulièrement pennée) d'une feuille; une partie du soubassement est représentée; 3, stipule du même verticille, de longueur légèrement inférieure et sans faisceau descendant dans le soubassement.

Remarquons que le vocabulaire utilisé fait des stipules des appendices de la feuille, selon une opinion quasi-unanime, à tel point que la question ne se poserait même plus (« Regardless of the great variability in the size, form and methods of attachment of stipules, it is evident that they are integral parts of a leaf and not "accessory" or "independent" appendages of the shoot » (FOSTER & GIFFORD, 1974).

Cette évidence, cependant, peut nous faire méconnaître leur nature et leur origine, si l'hypothèse de CROIZAT (1960) est exacte. Pour cet auteur, les feuilles et les stipules sont à l'origine un seul et même organe. La première différence s'observe entre les feuilles conservant et celles perdant leur bourgeon axillaire, ces dernières devenant dépendantes des premières : « each leaf with bud attracting to its sector two leaves without their buds (= stipules) »; d'où la conclusion : « The stipule is a primordium—wholly the match of the foliage leaf primordium in phylogeny—which has not evolved as a foliage leaf ».

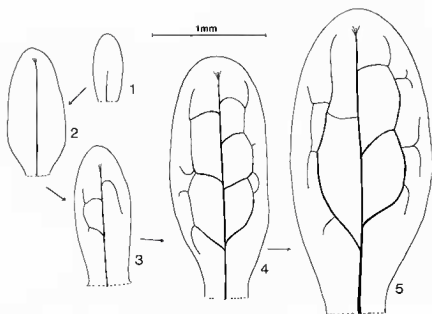
Pour nous, l'intérêt de cette hypothèse, qui peut paraître sophistiquée, est de se fonder en partie sur l'analyse des *Galium* dont elle explique de façon très satisfaisante l'identité de forme entre feuilles et stipules (strictement indiscernables dans l'espèce étudiée ici lorsqu'on les isole de la tige, car leurs connexions vasculaires sont situées dans l'écorce et leurs limbes sont semblables (Pl. 1, 2, 3) et assure la continuité entre ces stipules et les formes plus habituelles, plus dépendantes des feuilles.

En ce qui concerne la silhouette et les dimensions de ces appendices, notons que les contours sont entiers, obovales à oblancéolés, la nervation brochidodrome irrégulièrement pennée, et que la distinction entre feuille et stipule ne peut se faire qu'au vu de la vascularisation au niveau de l'écorce ou de la mesure des longueurs, celle des stipules étant légèrement plus courte que celle des feuilles du même verticille (Pl. 1, 2, 3). Les appendices étudiés appartiennent à des tiges dressées et leur longueur est, en moyenne, de 18 mm pour les feuilles contre 15 mm pour les stipules, avec un écart-type de 3,5 mm dans les deux cas (pour 2 échantillons de 22 unités chacun). Ainsi, les stipules sont en moyenne 3 mm plus courtes que les feuilles mais il faut signaler que les longueurs, compte-tenu des écarts-types, peuvent varier de plus du simple au double selon les rameaux.

ÉTUDE DE LA CROISSANCE : GÉNÉRALITÉS

Les feuilles sont initiées avant les stipules, de sorte qu'au sommet des tiges ne s'observent d'abord que 2 jeunes primordiums opposés, superposés aux stipules du verticille précédent, mais très tôt, les deux stipules sont formées à leur tour et, dès que les feuilles atteignent 150 μ m de longueur, elles sont nettement visibles. Si on excepte la taille moindre pour ces dernières que pour les feuilles de même niveau, les 2 types d'appendices possèdent, à première vue, le même développement.

L'allongement est toujours beaucoup plus fort que l'élargissement; ainsi le contour, d'abord hémicirculaire, s'allonge-t-il peu à peu, les 2 marges

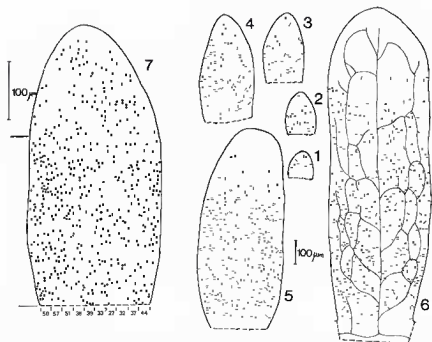


Pl. 2. — Différents stades de la lignification des faisceaux xylémiens des stipules; la lignification est globalement busipète; dès le stade 4, les principales nervures d'ordre 2 sont lignifiées (le procambium est initié, pour la nervure principale, à ce stade, voir Pl. 3, 6). La lignification des feuilles est en tous points semblable à celle des stipules. Ni les cristaux en raphides, ni les poils, nombreux sur les marges et la nervure médiane, ne sont représentés, sur cette planche ni sur les suivantes.

restant sensiblement parallèles sauf naturellement à la base rétrécie et au sommet arrondi. L'ébauche commence à s'arrondir légèrement et à prendre progressivement sa forme définitive oblancéolée ou obovale lorsqu'elle atteint environ 2 mm de longueur.

La différenciation vasculaire débute dans la nervure médiane quand l'organe atteint environ 500 μm de longueur. La lignification des nervures latérales progressera du sommet vers la base. Pour une longueur de 2 mm, les principales nervures sont incomplètement lignifiées (Pl. 2), mais leur procambium est formé (Pl. 3, 6). Dès ce niveau, nous pouvons dire que les caractéristiques morphologiques sont définitivement fixées; signalons que cette différenciation vasculaire s'accompagne dans le mésophylle de la formation de nombreux cristaux disposés en raphides.

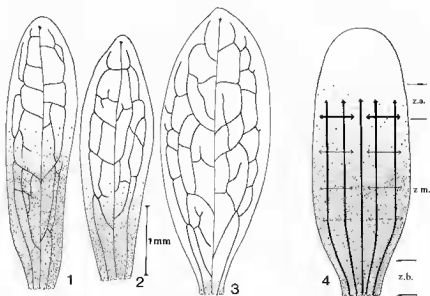
En ce qui concerne l'activité mitotique, on constate que les ébauches, colorées par la méthode de Feulgen et montées à plat entre lame et lamelle, présentent d'abord une répartition sensiblement homogène des divisions mais que rapidement la densité mitotique décroît sous le sommet (vers 200 μm de longueur) jusqu'à cessation complète de la mérése (vers 500 μm de longueur, Pl. 3, 1-5). Ensuite ce processus de différenciation cellulaire



Pl. 3. — 1-6, différentes étapes de la croissance des stipules; les mitoses (méta, ana, létaphases) sont représentées par leur plan métaphasique; le procambium est figuré pour l'ébauche 6 (comparer à la lignification au même stade, Pl. 2, 4); la répartition et l'orientation des mitoses paraissent aléatoires; dès le stade 4, le sommet est totalement différencié et la densité des mitoses est plus faible dans la région apicale; 7, mitoses observées sur une stipule après 6 heures d'application d'une solution à 0,5 % de colchicine; le nombre des mitoses relevées dans 10 bandes parallèles des zones basale et médiane (entre les 2 traits placés à gauche) est plus élevé dans les zones marginales et submarginales (chiffres placés à la base de l'ébauche). La répartition des mitoses est la même pour les feuilles.

gagne progressivement la base de l'ébauche (Pl. 3, 6). La région méristématique paraît très homogène avec simplement une activité mitotique augmentant légèrement de la nervure médiane vers les marges, ce qui est bien visible quand on utilise la colchicine pour bloquer et donc accumuler les mitoses (Pl. 3, 7).

Jusqu'ici, le comportement de toutes les ébauches est le même. Cependant, après une longueur de 1,5 mm environ, l'individualité de chaque élément commence à se manifester et on voit que l'éloignement du front des mitoses du sommet se poursuit à des vitesses variables. Ainsi, certains éléments cessent toute activité mitotique dès qu'ils atteignent 3 à 4 mm de longueur, alors que d'autres présentent des divisions jusqu'à 8 mm. Bien entendu, ces chiffres sont approximatifs car il est impossible de définir l'instant précis où la dernière mitose s'achève puisqu'il n'y a pas de pas-



Pl. 4. — 1-3, stipules de longueurs voisines mais présentant une zone méristématique d'étendue variable (pointillés); on voit nettement que la largeur est d'autant plus grande que la zone différenciée est plus étendue; le processus est le même pour les feuilles; 4, schéma indiquant les directions de croissance (flèches) dans la zone méristématique (pointillés) d'une ébauche; l'épaisseur des traits et la densité des pointillés varient selon l'intensité des phénomènes; à droite sont indiquées les limites des zones méristématiques apicale (z.a.), médiane (z.m.) et basale (z.b.).

sage brusque d'une zone sans mitoses à une zone à activité intense, mais une variation progressive de densité. Or il faut rappeler que la longueur des feuilles adultes varie de 11 à 25 mm (8 à 22 mm pour les stipules). Ainsi, quand l'activité mitotique cesse, les ébauches (feuilles ou stipules) ont atteint environ le tiers de leur taille finale.

La distinction entre les jeunes ébauches faiblement ou fortement différenciées s'effectue, d'ailleurs, assez simplement par la seule observation de leur contour. On note, en effet, qu'à longueur égale, la largeur est d'autant plus faible que l'activité mitotique est forte. Or, puisque l'augmentation de taille due à l'auxèse est approximativement homothétique, c'est que la mérése provoque surtout un allongement des ébauches (Pl. 4, 1-3).

Nous pouvons également comprendre la différence de taille entre feuilles et stipules du même verticille : comme la fin des divisions a lieu au même moment dans les appendices d'un même nœud et que les stipules nées après les feuilles sont légèrement plus courtes que ces dernières à ce stade, l'écart de longueur entre feuilles et stipules sera maintenu jusqu'au stade adulte.

ÉTUDE DES DIRECTIONS DE CROISSANCE

Les mitoses ont une orientation apparemment aléatoire. Elles sont alors classées en 6 secteurs égaux en étendue (30°) selon leur direction; on convient de donner à l'axe de symétrie qui sépare l'ébauche en deux moitiés symétriques, la direction 0°-180°; la direction perpendiculaire (celle de l'élargissement) est donc 90°. La comparaison des fréquences mitotiques dans les différents secteurs fournit ainsi l'indication des directions principales de croissance.

Nous avons analysé 77 ébauches (40 feuilles et 37 stipules) de longueur comprise entre 65 µm et 1375 µm, ce qui représente la période pendant laquelle, d'une part, les caractéristiques morphologiques se mettent en place et, d'autre part, le développement des feuilles et stipules paraît homogène, comme nous l'avons dit plus haut. Les appendices sont groupés en 6 classes correspondant à peu près aux longueurs suivantes : moins de 300 µm, 320 µm, 500 µm, 800 µm, 1000 µm, 1350 µm; nous avons séparé les données en 2 tableaux, l'un pour les feuilles (tableau 1), l'autre pour les stipules (tableau 2).

La lecture comparée des 2 tableaux nous montre immédiatement que les principales directions de croissance et leur évolution sont les mêmes pour les feuilles et les stipules, ce qui constitue un résultat attendu puisque la forme de ces appendices est la même. Nous grouperons donc toutes les données en un tableau unique (tableau 3) pour étudier, dans un premier temps, la croissance des ébauches sans distinction de nature; dans un second temps, nous analyserons les différences individuelles.

TABLEAU 1 : RÉPARTITION DES MITOSES DANS 6 SECTEURS D'ORIENTATIONS DIFFÉRENTES (I A VI) POUR DES FEUILLES GROUPÉES EN CLASSES SELON LEUR LONGUEUR (les chiffres entre parenthèses représentent les pourcentages).

LONGUEUR (µm)	95-290	300-325	450-560	765-795	1025-1130	1340
NOMBRE	24	4	5	3	3	1
I : 170°-15°	151 (31)	68 (33)	137 (29)	231 (39)	288 (34)	113 (31)
II : 20°-45°	61 (13)	24 (12)	45 (10)	39 (6,5)	56 (6,5)	34 (9)
III : 50°-75°	69 (14,5)	24 (12)	58 (12)	45 (7,5)	80 (9,5)	34 (9)
IV : 80°-105°	83 (17)	35 (17)	88 (19)	75 (12,5)	124 (15)	53 (14)
V : 110°-135°	40 (8)	20 (10)	41 (9)	45 (7,5)	67 (8)	39 (11)
VI : 145°-165°	79 (16,5)	34 (16)	98 (21)	160 (27)	225 (27)	97 (26)
TOTAL	483 (100)	205 (100)	467 (100)	595 (100)	840 (100)	370 (100)

TABLEAU 2 : RÉPARTITION DES MITOSES DANS 6 SECTEURS D'ORIENTATIONS DIFFÉRENTES (I A VI) POUR DES STIPULES GROUPÉES EN CLASSES SELON LEUR LONGUEUR (les chiffres entre parenthèses représentent les pourcentages).

LONGUEUR (μm)	65-265	300-340	455-490	675-895	905-1150	1375
NOMBRE	22	3	5	3	3	1
I : 170°-15°	154 (38)	37 (37)	130 (38)	254 (37)	220 (34,5)	122 (33)
II : 20°-45°	56 (11)	8 (8)	36 (10,5)	67 (10)	55 (9)	26 (7)
III : 50°-75°	36 (9)	10 (10)	33 (9,5)	60 (9)	61 (9,5)	26 (7)
IV : 80°-105°	60 (16)	17 (17)	55 (16)	113 (16,5)	117 (18)	51 (14)
V : 110°-135°	22 (6)	9 (9)	30 (9)	46 (7)	49 (8)	25 (7)
VI : 140°-165°	81 (20)	19 (19)	57 (17)	140 (20,5)	135 (21)	115 (32)
TOTAL	409 (100)	100 (100)	341 (100)	680 (100)	637 (100)	365 (100)

TABLEAU 3 : RÉPARTITION DES MITOSES DANS 6 SECTEURS D'ORIENTATIONS DIFFÉRENTES (I A VI) POUR LES ORGANES FOLIACÉS (FEUILLES ET STIPULES) GROUPÉS EN CLASSES SELON LEUR LONGUEUR (les chiffres entre parenthèses représentent les pourcentages).

LONGUEUR (μm)...	65-290	300-340	450-560	675-895	905-1150	1340-1375
NOMBRE	46	7	10	6	6	2
I : 170°-15°	305 (34)	105 (34,5)	267 (33)	485 (38)	508 (34)	235 (32)
II : 20°-45°	117 (13)	32 (10,5)	81 (10)	106 (8)	111 (8)	60 (8)
III : 50°-75°	105 (12)	34 (11)	91 (11)	105 (8)	141 (10)	60 (8)
IV : 80°-105°	143 (16)	52 (17)	143 (18)	188 (15)	241 (16)	104 (14)
V : 110°-135°	62 (7)	29 (10)	79 (9)	91 (7)	116 (8)	64 (9)
VI : 140°-165°	160 (18)	53 (17)	155 (19)	300 (24)	360 (24)	212 (29)
TOTAL	892 (100)	305 (100)	808 (100)	1275 (100)	1477 (100)	735 (100)

APERÇU GÉNÉRAL

Le tableau général nous apprend les faits suivants :

1. Il existe des orientations de mitoses dans chaque direction du plan.

2. 3 secteurs sont cependant peu représentés : les secteurs II, III et V (d'orientation moyenne 30° , 60° et 120°). A eux 3 ils ne totalisent que le 1/3 des mitoses en moyenne.

3. Les trois secteurs restant représentent donc les 2/3 des mitoses, mais celles-ci sont inégalement réparties. Le secteur I représente, à lui seul, plus de 1/3 de l'ensemble des mitoses. L'allongement est bien la principale direction de croissance, d'autant plus que le secteur VI est plus important que le secteur V.

Bien sûr, la forme lancéolée des ébauches ne pouvait être due qu'à une croissance essentiellement longitudinale, mais ce que montre l'orientation des mitoses, c'est que le rapport longueur/largeur ne fait qu'augmenter car près des 2/3 des mitoses sont constamment orientées dans des secteurs responsables de l'allongement (secteurs I et VI). Il est à noter que ce résultat était prévisible puisque nous avons vu que les ébauches partiellement méristématiques sont plus larges dans leur partie différenciée, croissant par homothécie, preuve que la mèresé favorise constamment l'allongement.

4. Après 1 mm de longueur, l'importance du secteur I diminue, alors que ne cesse d'augmenter celle du secteur VI; il y a donc un ralentissement progressif de l'allongement.

ANALYSE LOCALE

Nous n'avons, jusqu'à présent, considéré que l'ensemble des mitoses de l'ébauche car, en chaque point, on peut observer une division d'orientation quelconque. Essayons cependant de rechercher s'il n'existe pas des différences selon les diverses régions. Nous ne cherchons pas de variations entre la nervure médiane et les marges, l'ébauche étant trop étroite, mais, par contre, dans le sens longitudinal nous distinguons 3 zones :

- basale de 150 μm de hauteur;
- apicale de 150 μm de hauteur également, limitée vers l'apex par le front de la région différenciée;
- médiane d'étendue variable entre les 2 précédentes (Pl. 4, 4).

Nous avons regroupé, pour cette étude, les ébauches de longueur supérieure à 450 μm ; les données sont présentées dans le tableau 4 :

1. En regroupant les mitoses des secteurs I, II et VI représentant l'allongement, on constate qu'il est à peu près constant dans les zones basales et médianes (69 % et 68,5 %), plus faible dans la zone apicale (60 %). Inversement, les mitoses du secteur IV augmentent de la base vers le sommet (13 %, 15,5 %, 20 %). L'élargissement est donc relativement plus important au contact de la zone différenciée. Quantitativement cependant, ces mitoses sont peu nombreuses, leur densité étant faible vers le sommet (zone basale : 849 mitoses, zone apicale, plus large : 633 mitoses).

TABLEAUX 4 ET 5 : RÉPARTITION DES MITOSES DANS 6 SECTEURS D'ORIENTATIONS DIFFÉRENTES : 4, pour des ébauches (feuilles et stipules) divisées transversalement en 3 zones (apicale : z.a., médiane : z.m., basale : z.b.; les chiffres entre parenthèses représentent les pourcentages). — 5, pour 3 ébauches foliaires de longueurs voisines (les chiffres entre parenthèses sont les effectifs attendus dans l'hypothèse d'une répartition égale dans les trois ébauches; χ^2 obs. = 22,1 (χ^2 théor. = 18,3 au risque 5 %).

	TABLEAU 4 Longueur de 450 μm à 1375 μm			TABLEAU 5		
	z.a.	z.m.	z.b.	765 μm	770 μm	795 μm
I : 170°-15°	200 (32)	1019 (36)	276 (33)	76 (76,87)	69 (79,20)	86 (74,93)
II : 20°-45°	73 (12)	234 (8,5)	51 (6)	12 (12,98)	11 (13,37)	16 (12,65)
III : 50°-75°	79 (12)	254 (9)	64 (8)	15 (14,97)	13 (15,43)	17 (14,60)
IV : 80°-105°	127 (20)	435 (15,5)	114 (13)	35 (24,96)	30 (25,71)	10 (24,33)
V : 110°-135°	53 (8)	201 (7)	88 (10)	16 (14,97)	16 (15,43)	13 (14,60)
VI : 140°-165°	101 (16)	670 (24)	256 (30)	44 (53,24)	65 (54,86)	51 (51,90)
TOTAL	633 (100)	2813 (100)	849 (100)	198	204	193

2. Le secteur VI est particulièrement important dans la zone basale, au détriment du secteur I. Ceci est lié au contour de l'ébauche qui se rétrécit légèrement au niveau de son insertion sur la tige. Les résultats sont illustrés par le schéma de la planche 4 fig. 4.

DIFFÉRENCES ENTRE FEUILLES ET STIPULES

Globalement, la croissance est la même pour les 2 types d'appendices. Pourtant, la comparaison des tableaux 1 et 2 montre certaines différences dont une peut être significative.

Les stipules de longueur inférieure à 500 μm ont régulièrement un allongement plus fort que les feuilles correspondantes, l'écart atteignant 9 % des divisions dans le secteur I. Il pourrait s'agir de variations aléatoires, mais pour 21 feuilles et 21 stipules mesurées, de longueur comprise entre 365 et 540 μm , le rapport moyen entre la longueur et la largeur est significativement plus élevé pour les stipules que pour les feuilles :

— stipules : $n = 21$; $\frac{L}{l}$ moyen = 1,93; écart-type = 0,20.

— feuilles : $n = 21$; $\frac{L}{l}$ moyen = 1,76; écart-type = 0,15.

La différence d'écart-type n'étant pas significative ($F = 1,78$ pour $F_{0,975} = 2,46$), la comparaison des moyennes peut se faire à l'aide du test t : $t_{\text{obs}} = 3,12$ or $t_{0,975} = 2,02$; la différence est donc significative. Plus exactement, la probabilité pour qu'une telle différence due au hasard soit observée est inférieure à 1 %. On admettra donc que l'inégale distribution des mitoses correspond effectivement à un allongement plus fort des stipules; toutefois, cette différence de comportement ne permet pas à ces dernières de rattraper totalement le retard de longueur qu'elles ont sur les feuilles.

DIFFÉRENCES INDIVIDUELLES

Nous sommes obligés d'admettre, pour décrire le développement des appendices, que ceux-ci se développent de manière semblable et que les différences individuelles restent de faibles variations autour d'un modèle moyen que l'on décrit.

Ceci admis, nous observons fréquemment d'assez fortes différences entre les ébauches, même de forme et de longueur très proches. Prenons, par exemple, les trois feuilles de longueurs 765, 770 et 795 μm . Bien qu'elles soient très semblables, elles n'ont pas exactement les mêmes directions de croissance (tableau 5). En effectuant le test χ^2 , on obtient une valeur élevée ($\chi^2 = 22,1$) telle que la probabilité d'observer une telle hétérogénéité, due au hasard, n'est que de 2 %. Or, nous admettons comme postulat que ces trois feuilles ont le même développement. Les hypothèses accompagnant la réalisation du test ne sont donc certainement pas acceptables. Comme l'effectif théorique de chaque classe est suffisamment élevé (toujours supérieur à 5) c'est que les échantillons eux-mêmes ne sont pas indépendants. Ceci veut dire que les orientations mitotiques ne sont certainement pas déterminées uniquement par des contraintes locales mais que, par instants, doivent se produire des flux de mitoses d'orientations données. Ces flux, de durée brève, expliqueraient alors les différences observées entre les ébauches.

CONCLUSION

1. Nous avons remarqué une grande similitude entre les développements des feuilles et des stipules. Les seules différences constatées ne portent que sur l'allongement légèrement plus rapide, malgré une taille plus faible (initiation plus tardive) pour les stipules ainsi que l'absence de bourgeon axillaire et l'anastomose vasculaire aux cordons foliaires. Ces différences sont peut-être explicables simplement par l'initiation tardive des stipules. L'étude morphogénétique ne fournit donc pas d'arguments confirmant l'hypothèse selon laquelle les stipules ne sont que des appendices de la feuille; au contraire, elle renforce l'idée d'une continuité entre feuilles et stipules, conformément à l'hypothèse de CROIZAT (1960).

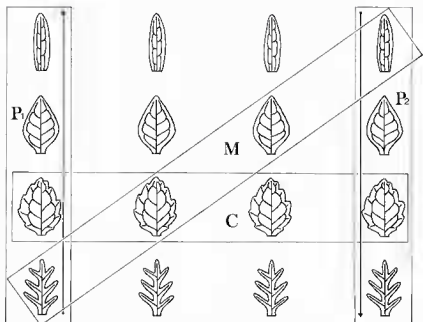
2. Au cours de leur développement, les appendices sont d'abord entièrement méristématiques, puis la différenciation progresse du sommet vers la base, la répartition des mitoses étant sensiblement homogène, sans qu'on puisse distinguer de méristème apical ou marginal. Ceci est d'ailleurs le processus décrit pour toutes les ébauches foliaires étudiées entières et appartenant à des genres variés : *Lupinus*, *Tropaeolum*, *Limonium*, *Nemophila* (FUCHS, 1966, 1968, 1972, 1975-1976); *Jasminum* (THOMASSON, 1969, 1970); *Nicotiana* (JÉRÉMIE, 1973); *Myriophyllum*, *Hottonia*, *Paulownia*, *Capsicum* (JEUNE, 1972, 1975, 1978, 1979). On note, d'autre part, une activité mitotique légèrement plus forte dans les régions marginales et submarginales (la mesure ne porte, cependant, que sur une ébauche unique).

En définissant le méristème marginal selon 4 critères : topographique, cytohistologique, activité mitotique, fonction (DUBUC-LEBREUX & SATTLER, 1979; SATTLER, 1979) nos résultats confirment donc l'absence de méristème marginal d'après le critère de l'activité mitotique (THOMASSON, 1970; JÉRÉMIE, 1973; DUBUC-LEBREUX & SATTLER, 1979; JEUNE, 1972, 1979). Ainsi, « le limbe foliaire s'allonge, s'élargit et s'épaissit suivant un continuum d'activité méristématique à travers tout l'organe » (DUBUC-LEBREUX & SATTLER, 1979).

3. Nous pouvons avec ce *Galium* compléter le modèle de croissance des feuilles pennées à développement basipète que nous avons précédemment proposé (JEUNE, 1978, 1979) : la forme pennée est assurée par le fonctionnement de deux centres générateurs de lobes situés près de la base des ébauches, dans une zone de fort allongement intercalaire. Par leur fonctionnement, (mais non par leur position ni la nature des organes initiés) ces centres générateurs sont semblables à ceux étudiés par PLANTEFOL (1946-1947) et LOISEAU (1969). La forme est pinnatiséquée lorsque les mitoses ont une orientation strictement déterminée par leur position; plus l'orientation des mitoses est (apparemment) aléatoire et plus la palmure se développe, au point que la feuille peut être entière. L'unité de développement de la feuille prend alors le pas sur la multiplicité des éléments formés par les centres générateurs; cette unification de la feuille est corrélée à une dominance apicale responsable de la brochidodromie.

Les appendices foliacés du *Galium* représentent un stade dans lequel l'unification est presque totalement réalisée : la dominance apicale est telle (voir l'importance des mitoses d'allongement) que la forme devient pratiquement lancéolée. Avec l'irrégularité et le faible développement de la nervation disparaît le dernier indice de fonctionnement des centres générateurs de lobes qui n'existent donc apparemment plus ici. Le stade suivant serait la disparition de la nervation d'ordre 2 (et l'appendice foliacé ne serait plus penninervié). La feuille serait morphogénétiquement identique à un lobe foliaire de *Myriophyllum* ou d'*Hottonia*.

En plaçant les feuilles, de la forme pinnatiséquée à la forme entière et lancéolée, en une série continue, nous voyons donc que l'intégration des



Pl. 5. — Schéma indiquant les relations entre phylogénie et morphogénèse; 4 lignées évolutives de 4 taxons différents sont représentées verticalement. Le sens de l'évolution est variable selon les taxons; par exemple, l'évolution progresse dans le sens d'une condensation pour le taxon de la colonne de gauche (P_1) et dans le sens inverse pour celui de la colonne de droite (P_2). Chaque ligne horizontale représente une catégorie morphologique; la ligne C, par exemple, est constituée des feuilles simples, dentées, à nervation penninerve et brochidodrome. La diagonale (M) représente la série morphologique observée, constituée d'un représentant de chaque taxon, chacun d'eux caractérisant une catégorie morphologique. L'étude de cette série ne peut permettre seule d'élucider le sens de l'évolution, mais fournit, par contre, les lois de croissance liées à cette évolution. C'est l'étude de ces lois qui constitue ce que MEYEN (1973, 1978) appelle la morphologie nomothétique, ou la théorie nomothétique de l'évolution.

éléments de la feuille, leur unification, s'accompagne d'un phénomène de réduction¹ tel qu'au dernier terme de la série, la feuille elle-même n'est plus que l'équivalent d'un des éléments qui composent le premier terme.

Si ce processus est l'un des processus évolutifs possibles des feuilles des dicotylédones, on doit alors admettre que l'inverse, plus généralement un processus assurant un « repetitive branching » (ARBER, 1950) est possible aussi, ou bien encore, une foliarisation des rameaux (CUSSET, 1970). En effet, que resterait-il des feuilles de dicotylédones si le seul mécanisme d'intégration existait puisque, nous avons vu qu'il s'accompagnait d'une réduction, ce que ASAMA (1960) avait déjà montré pour les ptéridophytes

1. En valeur relative, non en valeur absolue. Les feuilles du *Myriophyllum*, par exemple ont plus d'éléments mais sont plus courtes et moins larges que les feuilles du *Capsicum*, appartenant à une autre lignée évolutive.

fossiles. On pourrait plutôt concevoir des phénomènes d'intégration ou de multiplication des éléments, tour à tour favorisés, selon les périodes et les différents taxons, en excluant l'idée d'un sens unique pour l'évolution, en accord avec les travaux de MEYEN (1973, 1978).

Ainsi ne faut-il voir dans la série allant des feuilles pinnatiséquées aux feuilles entières aucune interprétation concernant le sens de l'évolution mais un simple rapprochement typologique pour mettre en évidence ce que MEYEN (1978) appelle des « refrains », c'est-à-dire diverses modalités de lois de développement communes. Pour les feuilles pennées de dicotylédones à développement basipètes les « refrains » sont :

- le fonctionnement des centres générateurs de lobes;
- la dominance apicale.

Par leur action conjointe au niveau du déterminisme des orientations mitotiques et leur intensité variable (dominance apicale nulle pour les feuilles pinnatiséquées — fonctionnement des centres générateurs nul pour les feuilles lancéolées), ces « refrains » permettent d'expliquer les processus d'intégration ou de division et donc les formes observées et ordonnées en une série. Chaque élément de la série est, lui-même, un stade d'une évolution propre à son taxon portant sur ces « refrains » et qui se traduit, pour ce taxon, soit par une tendance à l'intégration soit par la tendance inverse au « repetitive branching » (Pl. 5).

BIBLIOGRAPHIE

- ARBER, A., 1950. — *The natural philosophy of plant form*, 247 p., Cambridge.
- ASAMA, K., 1960. — Evolution of leaf forms through the ages explained by the successive retardation and neoteny, *Sci. Rep. Tôhoku Univ.*, ser. 4 : 252-280.
- CANDOLLE, A. P. DE, 1827. — *Organographie végétale*, Paris, 2 vol.
- COLOMB, G., 1887. — Recherches sur les stipules, *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 7, 6 : 1-76.
- CROIZAT, L., 1960. — *Principia Botanica*, Caracas, 2 vol.
- CUSSET, G., 1970. — Remarques sur des feuilles de dicotylédones, *Boissiera* 16 : 1-210.
- DUBUC-LEBREUX, M. A. & SATTLER, R., 1979. — Développement des organes foliacés chez *Nicotiana tabacum* L. et le problème des méristèmes marginaux (sous presse).
- FOSTER, A. & GIFFORD, E., 1974. — *Comparative morphology of vascular plants* (ed. 2), 751 p., San Francisco.
- FUCHS, C., 1966. — Observations sur l'extension en largeur du limbe de *Lupinus albus* L., *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 263 : 1212-1215.
- FUCHS, C., 1968. — Localisation des divisions dans le méristème marginal des feuilles de *Lupinus albus* L., *Tropaeolum peregrinum* L., *Limonium sinuatum* (L.) Mill. et *Nemophila maculata* Benth., *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 267 : 722-725.
- FUCHS, C., 1972. — Croissance de la feuille et acquisition de la forme chez le *Tropaeolum peregrinum* L. I. L'activité mitotique, *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 274 : 3206-3209.
- FUCHS, C., 1975-1976. — Ontogénèse foliaire et acquisition de la forme chez le *Tropaeolum peregrinum* L. — I. Les premiers stades de l'ontogénèse du lobe médian. — II. Le développement du lobe après la formation des lobules, *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 12, 16 : 321-390, 17 : 121-158.
- JÉRÉMIE, J., 1973. — *Recherches sur la croissance foliaire du Nicotiana tabacum L. cav. cabot enation*, Thèse 3^e Cycle, 141 p., 26 pl., Paris.
- JEUNE, B., 1972. — Observations et expérimentations sur les feuilles juvéniles du *Palafoxia tomentosa* H. Bn., *Bull. Soc. Bot. Fr.* 119 : 215-230.

- JEUNE, B., 1975. — Croissance des feuilles aériennes du *Myriophyllum brasiliense* Camb., *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 257-271.
- JEUNE, B., 1978. — Sur le déterminisme de la forme des feuilles de dicotylédones, *Adansonia*, ser. 2, 18 (1) : 83-94.
- JEUNE, B., 1979. — *Sur la détermination de la forme de quelques feuilles simples et à développement basipète chez les dicotylédones*, Thèse doct. État, 2 vol., 175 p., 97 pl., Paris.
- LESTIBOUDOIS, T., 1848. — Phyllotaxie anatomique, *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 3, 10 : 15-105 et 136-189.
- LOISEAU, J. E., 1969. — *La phyllotaxie*, 223 p., Paris.
- MEYEN, S. V., 1973. — Plant morphology in its nomothetical aspects, *Bot. Review* 39 (3) : 205-260.
- MEYEN, S. V., 1978. — Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution : the need for crosspollinisation, *Acta Biotheor.* 27 : 21-36 (supplément : *Folia Biotheoretica* 7).
- PLANTÉFOL, L., 1946-1947. — Fondement d'une théorie phyllotaxique nouvelle : la théorie des hélices foliaires multiples, *Ann. Sc. Nat., Bot.*, ser. 11, 7 : 153-229 et 8 : 1-71.
- SÄTTLER, R., 1979. — Zum Begriff des Randmeristems (sous presse).
- THOMASSON, M., 1969. — De la croissance de la feuille du *Jasminum nudiflorum* Lindl., *Bull. Soc. Bot. Fr.* 116 : 49-56.
- THOMASSON, M., 1970. — Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille du *Jasminum nudiflorum* Lindl., *Candollea* 25 (2) : 297-340.